

Kommunikation mit elektrischen Signalen bei Fischen

B. Kramer

1 Funktion der elektrischen Organe bei Fischen

Wir Menschen können schwache elektrische Felder nicht wahrnehmen, jedoch haben alle Klassen niederer, wasserlebender Wirbeltiere diese Fähigkeit von ihren Vorfahren erbt: sie sind elektrosensibel. Elektrosensibel sind die urtümlichen Neunaugen ebenso wie die Knorpelfische, Knochenfische, Fleischflosser (z. B. Lungenfische) und Amphibien (ohne Froschlurche). Sogar die Eier legenden Säugetiere Australiens (Schnabeltier und Schnabeligel) sind elektrosensibel, allerdings ohne stammesgeschichtliche Verbindung zu den genannten Gruppen. Alle Wirbeltiere, deren Vorfahren dauernd ans Land gingen, können schwache elektrische Signale nicht wahrnehmen: Reptilien, Vögel, Säuger. Aber auch einige Gruppen der Knochenfische (Osteichthyes), vor allem die Vorfahren der Knochenfische im engeren Sinn, der Teleostei, haben den elektrischen Sinn verloren. Die Teleostei stellen mit 25 000, wahrscheinlich eher 30 000 Arten mehr als die Hälfte aller Wirbeltiere; darunter finden sich gerade die uns am geläufigsten und häufigsten Fischarten (wie Barsch, Hecht, Forelle etc.).

Die Vorfahren einiger Süßwasser-Teleosteer haben den elektrischen Sinn wiedererworben in einer der ursprünglichen erstaunlich ähnlichen Form. Dazu gehören die weltweit verbreiteten Welse sowie die nachtaktiven Nilhechte und Messerfische der tropischen und subtropischen Flüsse und Seen Afrikas und Südamerikas. Nilhechte und Messerfische, die sogenannten „schwachelektrischen Fische“, verständigen und orientieren sich mit den schwachen Entladungen ihrer elektrischen Organe, die von vielen Feinden nicht wahrgenommen werden, denn die meisten Teleosteer sowie alle Reptilien, Vögel und Säuger dieser Kontinente sind ja nicht elektrosensibel.

Stark- wie schwachelektrische Fische besitzen elektrische Organe, die meistens aus kontraktionslosen Muskelzellen gebildet werden und sonst nach den gleichen Prinzipien funktionieren wie diese (Iontentheorie der Erregung). Die Zellen sind meist flache Scheiben, die wie in einer Geldrolle hintereinandergestapelt sind; jede dieser sog. Elektrozyten (elektrischen Zellen) wird – immer von derselben Seite – von einer eigenen Nervenfasern des Rückenmarks versorgt. Die Kontaktstelle (Synapse) ist wie bei jeder Muskelzelle eine sog. „motorische Endplatte“. Auf das Kommando eines Schrittmacherkerns im Gehirn entladen sich alle Elektrozyten gleichzeitig. Die dadurch entstehenden Spannungsdifferenzen über jeder Zelle (ca. 0,1 Volt) addieren sich und der Fisch erzeugt in seiner Umgebung ein elektrisches Dipolfeld.

Die schwachen elektrischen Organe der Nilhechte und Messerfische (bis zu mehreren Volt Spannung) erscheinen

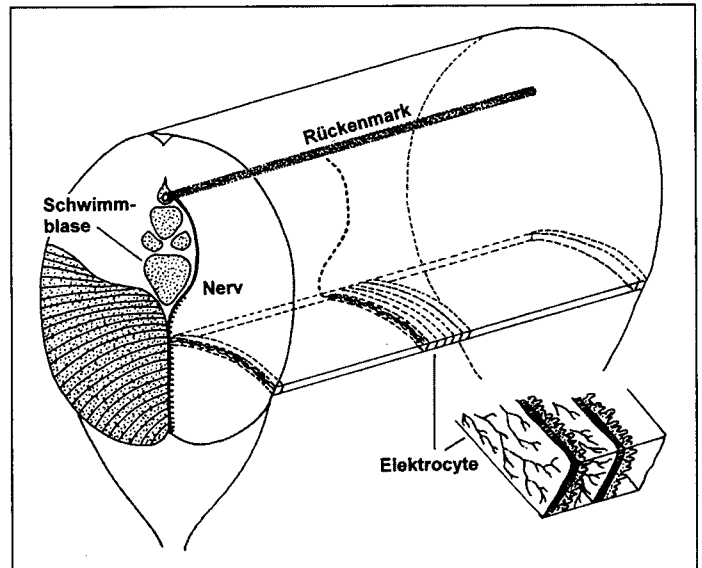


Abb. 1: Starkelektrisches Hauptorgan des südamerikanischen Zitteraals, das nur zum Beutefang und der Feindabwehr aktiviert wird. Mehrere tausend Elektrozyten sind in Längsrichtung in Säulen aufgereiht und erhöhen so die Spannung; die Stromstärke steigt an durch die hohe Zahl parallel geschalteter Säulen. Das Kommando eines Schrittmacherkerns im Gehirn wird über das Rückenmark und die Elektromotor-Nerven gleichzeitig an jede einzelne Elektrozyte übertragen. Das vergrößerte Detailbild zeigt zwei benachbarte Elektrozyten mit ihren verzweigten Nervenendigungen sowie die stark gefaltete nichtinnervierte Membran (nach H. Grundfest 1960).

uns heute nicht mehr funktionslos und rätselhaft wie noch beinahe bis 1960 („pseudoelektrisch“ wurden sie von den Anatomen des 19. Jahrhunderts genannt, da Gewebsschnitte den gleichen Aufbau zeigten wie bei „richtigen“ elektrischen Organen, z. B. des Zitterrochen oder des Zitteraals). Während die starken Organe ihren Besitzern Beutefang und Feindabwehr mit ihrem eingebauten „Elektroschocker“ ermöglichen, stellen die schwachen Organe der Nilhechte und Messerfische eine Anpasstheit dar an eine ganz andere Funktion: das selbsterzeugte elektrische Feld erlaubt den Fischen unbemerkt Kommunikationssignale an Artgenossen zu senden und heimlich das unmittelbare Umfeld auch bei Nacht „auszuleuchten“ (aktive Elektroortung).

Dies alles ist natürlich nur möglich, weil Nilhechte und Messerfische die schwachen elektrischen Signale auch wahrnehmen können, die sie erzeugen. Der elektrische Sinn der Messerfische und Nilhechte beruht auf drei Typen von Sinnesorganen mit eigenen Sinneszelltypen, deren Eigenschaften sich gegenseitig ergänzen: sogenannten ampullären und je zwei Typen von knollenförmigen Sinnesorganen, die in Vertiefungen der Haut eingelassen sind. Die Aufgaben der beiden Typen von knollenförmigen Sinnesorganen ist es, (1) den Zeitpunkt und (2) die Amplitude ei-

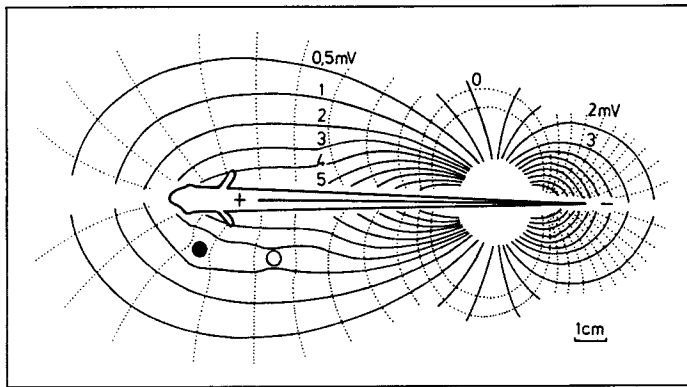


Abb. 2: Elektrisches Feld um einen schwachelektrischen Messerfisch (Horizontalchnitt). Durchgezogen: Isopotentiallinien, Linien gleicher Spannungsdifferenz gegenüber einem weit entfernten Punkt (in Millivolt, mV). Gepunktet: Linien gleicher Stromdichte. Der Fisch erzeugt eine Wechselspannung, daher kehrt sich die Polarität des elektrischen Organs ständig um. Im Vergleich zum tropischen Süßwasser geringer Leitfähigkeit gut leitende (schwarzer Kreis: Metallstab) und schlecht leitende (weißer Kreis: Plastikstab) Gegenstände verzerren das Feld in gegensätzlicher Weise. Die benachbarten Elektrozepthororgane der Haut erfahren diese Änderungen als eine Amplitudenzunahme des elektrischen Reizes (der selbst-erzeugten elektrischen Organentladung) im Falle des Leiters, eine Abnahme im Falle des Nichtleiters (verändert nach H. Scheich 1982).

gener und fremder Organentladungen zu melden. Bei den Nilhechten sind z. B. für die erste Aufgabe die Knollenorgane, für die zweite die Mormyromasten zuständig. Alle diese Sinnesorgane sind Teil des Seitenliniensystems der Haut der Fische; strömungsempfindliche Sinnesorgane wie bei anderen Fischen sind natürlich auch vorhanden. Ähnlich diesen liegen alle Elektrozepthor-Organen als mehrzellige Gebilde am Grunde von in der Haut verstreuten winzigen Gruben, die überall sonst einen erhöhten elektrischen Widerstand aufweist. Die Elektrozepthor-Organen messen in im Detail etwas unterschiedlicher Weise die lokale elektrische Spannungsdifferenz über der Haut und melden sie in kodierter Form (als Serie von Aktionspotentialen) an riesige spezialisierte Hirnteile. Die empfindlichsten dieser Sinnesorgane melden noch Feldstärken von 1 millionstel Volt pro Zentimeter (eine 1,5-Volt-Mignonzelle erzeugt über die ganze Länge eines für olympische Wettkämpfe geeigneten 50-m-Schwimmbeckens eine Feldstärke von 300 millionstel Volt pro Zentimeter).

2 Auf derselben „Wellenlänge“, aber nicht miteinander verwandt

Nilhechte (Mormyriforme) und Messerfische (Gymnotiforme) sind ursprüngliche Süßwasser-Knochenfische (Teleostei) und innerhalb dieser nicht näher miteinander verwandt. Ihre elektrischen Organe, ihre Elektrozepthororgane wie auch die Fähigkeit, ihr elektrisches System für die aktive Elektroortung und Kommunikation nutzen zu können, haben sie auf verschiedenen Kontinenten getrennt voneinander erworben. Es ist dies eines der erstaunlichsten und komplexesten Beispiele für konvergente Evolution (unabhängige Entwicklung gleichartiger Anpassungen bei Nichtverwandten).

Die rund 200 afrikanischen Nilhecht-Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt im äquatorialen Kongo-System, jedoch besitzen insbesondere das westafrikanische Niger-System sowie der Nil ebenfalls eine beachtliche Artenanzahl (altägyptische Wandreliefs, altgriechische Bronzeplastiken). Im südlichen Afrika sind vor allem die Flüsse Okavango

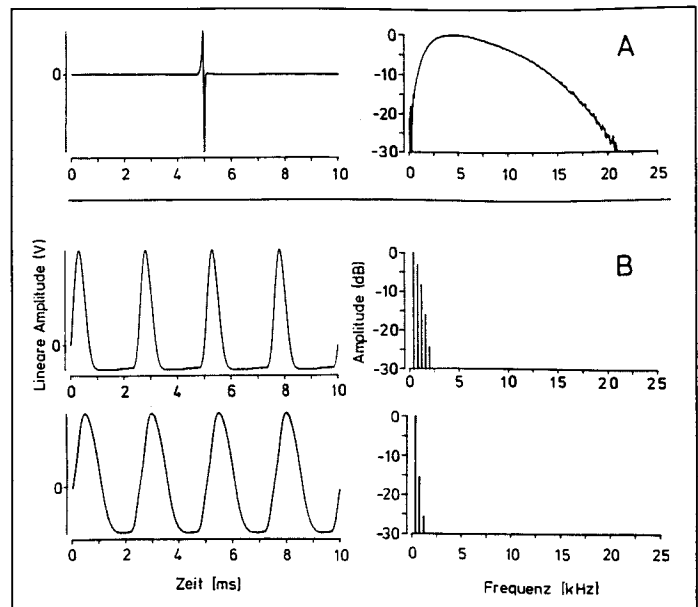


Abb. 3: Die zwei Phänotypen elektrischer Organentladungen: Puls beim Nilhecht (*Gnathonemus petersii*) (A) und Welle bei einem Messerfisch (*Eigenmannia virescens*) (B). Linke Diagramme, Spannungsverlauf (Ordinate, Volt) über der Zeit (Abszisse in Millisekunden); rechte Diagramme, spektrale Amplitudenverteilung (Ordinate, Dezibel Abschwächung bezogen auf die stärkste Signalkomponente) über der Frequenz (Abszisse in Kilohertz, 1000 Hz). Der kurze Nilhecht-Puls ist ein breitbandiges, geräuschhaftes Signal, das die meiste Zeit „aus“ ist. Die Messerfisch-Welle ist immer „an“, aber das Frequenzspektrum ist schmal und besteht zudem nur aus wenigen Linien, den Harmonischen oder Obertönen, deren Amplitude schnell abfällt. Die Entladungen von *Eigenmannia*-Männchen (B oben) haben stärkere Obertöne als die von Weibchen (B unten).

und Sambesi zu nennen; noch bis 27° südlicher Breite findet man Nilhechte in den Zuflüssen des Indischen Ozeans.

Die nächsten Verwandten der Nilhechte sind die nichtelektrischen Messerfische (Notopteriden) Afrikas und Südasiens; diese haben mit den Messerfischen Südamerikas (Gymnotiformes) nichts außer einer ähnlichen Gestalt gemein. Ein wenig entferntere Verwandte der Nilhechte sind die nordamerikanischen Mondaugen (Hiodontiden) und die Knochenzüngler Südamerikas, Afrikas und Südasiens; alles ursprüngliche aber hochspezialisierte Teleostee-Gruppen ohne europäische Vertreter.

Der Verbreitungsschwerpunkt der vielleicht 110 elektrischen Messerfisch-Arten (Gymnotiforme) ist das zentrale Tiefland des Amazonas-Systems, das fast die Größe der kontinentalen USA erreicht. Anders als bei den afrikanischen Nilhechten gibt es über 340 m Seehöhe offenbar kaum noch Messerfische. Die nördliche Verbreitungsgrenze ist das mittelamerikanische Panama, ja sogar von Guatemala gibt es eine Meldung; die südliche Grenze ist der Rio de la Plata der riesigen Parana-Region. Auch in den Flüssen der Westküste von Kolumbien und Ecuador, jenseits der Anden, werden einige wenige Arten angetroffen. Eine reiche Messerfisch-Fauna besitzt die Orinoko-Venezuela-Region, und auch die kleinen Gewässer-Systeme nahe der Atlantikküste (die Guyanas und die ostbrasilianischen Flüsse außerhalb des Einzugsbereichs des Amazonas) bieten noch einige Arten. Unsere Kenntnis der Zoogeographie und Systematik der Messerfische ist leider noch sehr lückenhaft.

Die nächsten Verwandten der Messerfische sind die Welse (Siluriforme); beide Gruppen besitzen ampulläre Elektrozepthororgane aufgrund gemeinsamer Abstammung (nur die Messerfische noch zwei weitere Typen, siehe oben). Etwas weniger eng sind die Messerfische mit den nicht-elektrosensiblen Salmern (Characiden) verwandt, zu denen bei-

spielsweise die hübschen Neonfische, aber auch die berühmten Piranhas gehören. Alle diese und noch einige weitere, ebenfalls artenreichen Gruppen gehören zu den Otophysi, die ausgezeichnet unter Wasser hören, da sie eine Knöchelchenverbindung zwischen Schwimmblase und Ohr besitzen (Weberscher Apparat). Unter den Otophysi sind die Welse zusammen mit den Messerfischen die am stärksten abgeleitete Gruppe.

3 Elektrische Entladungen als Kommunikationssignale

Eine Entladung des elektrischen Organs eines Nilhechts ist eine pulsformige Spannungsschwankung von sehr kurzer Dauer (meist unter einer tausendstel Sekunde, ms); Nilhechte wie Messerfische entladen ständig während ihres ganzen Lebens. Die Puls-Kurvenform ist für ein Individuum konstant, nicht aber die Entladungsrate, die sich von etwa 10mal pro Sekunde in Ruhe bis auf etwa 100 Pulse pro Sekunde in Erregung steigern kann. Darin sind die bisher untersuchten Nilhecht-Arten einander recht ähnlich; die Kurvenformen der Entladungen wie auch die Zeitmuster der Entladungsfolgen weisen allerdings große artspezifische Unterschiede auf. Einige Messerfische können ebenfalls pulsformige Entladungen mit veränderlicher Entladungsrate erzeugen (wenige bis etwa 60 Pulse pro Sekunde, in Erregung je nach Art auch mehr), die meisten Arten von

Messerfischen entladen jedoch in kontinuierlichen Wellenzügen von (wenigstens in Ruhe) konstanter Frequenz (wenige bis hinauf zu 1800 Schwingungen pro Sekunde oder Hz, je nach Art).

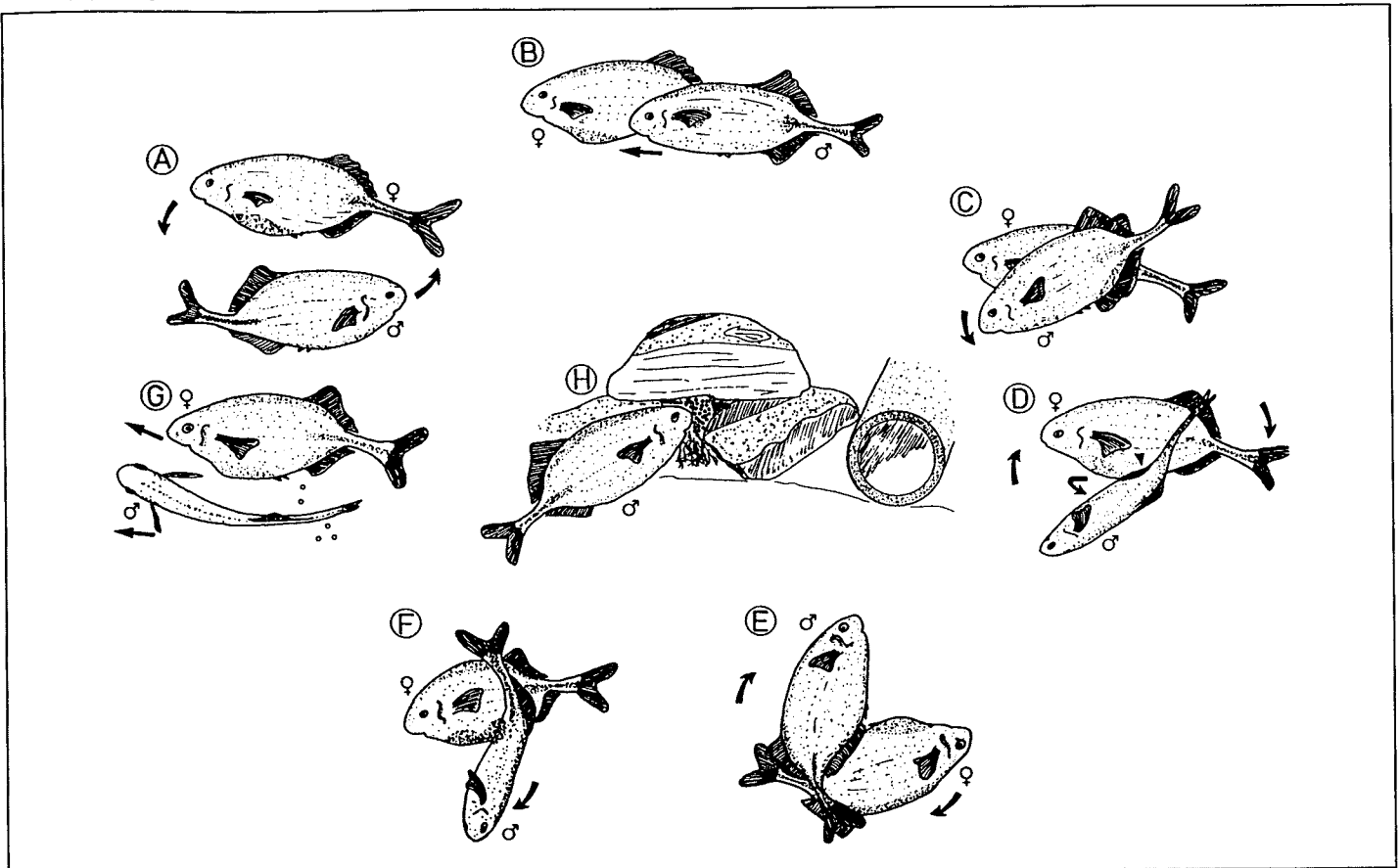
Elektroakustisch hörbar gemachte elektrische Signale von Nilhechten ähneln dem unregelmäßigen Geknatter z. B. eines Mopeds oder auch dem Knacken eines Geigerzählers, diejenigen von in Wellen entladenden Fischen dem konstanten Ton eines Musikinstrumentes (beispielsweise einer Flöte).

4 Heiße Rhythmen in tropischen Nächten

Die elektrische Kommunikation während des nächtlichen Balz- und Ablaichverhaltens konnte bisher nur an einer Nilhecht-Art, *Pollimyrus isidori*, erforscht werden. Wie offenbar bei allen Nilhechten ist das Zeitmuster der Entladungsfolgen für die Kommunikation von entscheidender Bedeutung.

Ein fortpflanzungswilliges Männchen verfügt über ein Territorium und ein am Boden erbautes Nest aus lockeren Pflanzenfäden, in dem später die Eier behütet werden. Um am Beginn einer Ablaichnacht die Aufmerksamkeit weit entfernter Weibchen auf sich zu lenken, erzeugt das Männchen Schallsignale. Der Gesang besteht aus lang aneinander gereihten Folgen von Grunz-, Seufz- und Knurr-Elementen. Zeigt sich ein Weibchen interessiert, so wird es mit heftigen Angriffen durch das Männchen, dessen Entla-

Abb. 4: Balz- und Laichverhalten beim Nilhecht *Pollimyrus isidori* (gezeichnet nach Infrarot-Video-Aufnahmen bei Nacht). Während der Balz (A-F) nähert sich das Männchen dem Weibchen, das in das Territorium des Männchens eingedrungen ist, und beide umkreisen einander (A). Das Männchen schließt parallel zum Weibchen auf (B) und gewinnt Genitalkontakt (C). Es legt sich auf die Seite (D) und macht, verkoppelt mit seiner Partnerin, eine vollständige Rolle kopf- oder schwanzüber (E, F). Dann trennen sich die Fische, und das Weibchen schwimmt schnell zu seinem in der Nähe befindlichen Versteck; nach kurzer Zeit kommt es wieder. Sind die Fische zum Ablaichen bereit, wird der Salto (D-F) übersprungen. Nach dem Ablaichen und Besamen (G) transportiert das Männchen die Eier im Maul zum Nest (H) und hütet sie für ca. 50 Tage.



dungsrate jeweils die höchsten Werte erreicht, empfangen. Während dieser ambivalenten Phase, die etwa 3 Stunden dauert, nehmen die Intensität und die Häufigkeit des Singens ab. Das Männchen hütet bereits meistens Eier oder Junge und ist äußerst aggressiv gegen jeden Eindringling; bei anderen Fischarten mit ebenfalls ausschließlich väterlicher Brutpflege überfallen Weibchen (oft in Gruppen) die Nester und verzehren die Brut trotz aller Gegenwehr. Mit der Zeit legt sich die hohe Aggressivität des Männchens, die extremen Ausschläge seiner Entladungsrate werden immer seltener. Immer öfter besucht das Weibchen das Territorium des Männchens in unmittelbarer Nestnähe am Boden. Von Anfang an hält es eine gleichmäßig niedrige Entladungsrate von 6–8 Pulsen pro Sekunde ein; diese kommt sonst nicht vor. Sobald sich das Weibchen wieder auf dem „Tanzboden“ befindet fällt das Männchen in die gleiche ruhige Entladungsrate ein; diese kontrastiert stark mit seinem sonstigen Entladungsverhalten wenn das Weibchen sich an anderen Orten aufhält.

Hat sich das Männchen in der Vorbalz als extremes Raubein gezeigt, so erweist es sich nun als beinahe vollendeter Galan. Während der 15–25 Sekunden, die das Weibchen bei jedem seiner Besuche am Boden bleibt, versucht das Männchen, sich von hinten-seitlich an das Weibchen anzuschmiegen. Zunächst wird ein gegenseitiges Umkreisen daraus, da das Weibchen ausweicht und schließlich davonschwimmt. Da es aber im Schnitt 1–2mal pro Minute wiederkommt, gelingt dem Männchen schließlich doch die Parallelstellung, wobei es eine (noch nicht näher aufgeklärte) Verhakung der beiderseitigen Analregionen zustande bringt. So verkoppelt vollführt das Paar eine erstaunliche Rolle kopfüber oder Rolle rückwärts (beides kommt vor). Nachdem das Paar etwa 2 Stunden so „getanzt“ hat, sind beide Partner zum Ablachen bereit. Dann überspringen sie den Salto, der vorher Pflichtprogramm war, und kommen gleich zur Kür: das Weibchen gibt bei jedem seiner Besuche ein paar Eier ab, während das Männchen mit seiner Flanke eine zitternde Bewegung seitlich gegen den Bauch des Weibchens vollführt und besamt. In einer Nacht legt das Weibchen während etwa 4 Stunden bis zu 200 Eier; es signalisiert das Laichende mit einem auffälligen Entladungsmuster, das aus einem regelmäßigen Wechsel (2x pro Sekunde) zwischen einer hohen (70 Pulse pro Sekunde) und einer niedrigen (5 Pulse pro Sekunde) Rate besteht.

Das Männchen sucht nun das Umfeld intensiv nach verstreuten Eiern ab und trägt sie alle im Maul ins Nest; dieses Patrouillier-Verhalten zeigt es während der ganzen Brutpflegezeit auch gegenüber verstreut strampelnden Larven. Nach 4 Tagen schlüpfen die Larven, die bereits ab dem 8. Tag kaum wahrnehmbar entladen (volle Amplitude ab Tag 11); ab dem 12.–15. Tag unternehmen sie Ausflüge. Diese werden vom Männchen bis etwa Tag 50 unterbunden; danach verselbstständigen sich die Jungen und der Familienverband löst sich auf.

Ein Jungfisch wird selbstständig, wenn sein larvales elektrisches Organ, das im Rumpf liegt und eine kopfpositive Entladung erzeugt, zu degenerieren beginnt und funktionell abgelöst wird von einem Adultorgan, das sehr kompakt gebildet ist und sich im Schwanzstiel befindet. In einer Übergangszeit beobachtet man eine Doppelentladung: der Larvalentladung, deren Amplitude von Tag zu Tag abnimmt, folgt mit fester Latenzzeit von 0,7 ms die Adultentladung, deren Amplitude von Tag zu Tag steigt. Die Unterschiede zwischen den beiden Entladungen könnten kaum größer

sein: die Polarität ist entgegengesetzt, und die Adultentladung hat nur etwa 1/10 der Dauer der Larvalentladung. Ab einem Alter von etwa 80 Tagen ist nur noch die Adultentladung für das ganze weitere Leben nachweisbar.

Jungfische und der sie behütende Vater entladen ständig. Vermutlich erleichtern die larvalen Entladungen dem Vater das Auffinden verstreuter Larven. Umgekehrt reagieren aber auch die Larven auf Entladungen anderer Individuen: schon die jüngsten Larven entladen zeitversetzt („auf Lücke“) gegenüber künstlichen Reizpulsfolgen, wie man das unter gleichen Bedingungen auch bei Erwachsenen findet. Im Alter von nur 11 Tagen ist die Zeitverzögerung mit 36 ms noch sehr lang, verkürzt sich aber während des Heranwachsens schnell auf etwa den halben Wert, wie er auch bei Adulten zu finden ist. Diese sog. Latenzantwort (Preferred Latency Response) stellt wahrscheinlich eine Anpasstheit dar zur besseren Nutzung desselben Kommunikationskanals durch mehrere Individuen, und hält die sensorische Antwort auf die eigene Entladung (Reafferenz) stabil bei gleichzeitiger Anwesenheit von störenden Fremdimpulsen. Eine geänderte Reafferenz wäre dann auf geänderte Umweltbedingungen zurückzuführen, nicht auf schwankende Adaptationszustände in Abhängigkeit von Entladungen nicht kontrollierbarer Nachbarn.

Das elektrische System schwachelektrischer Fische besteht außer den drei Typen von Elektrorezeptor-Organen auch aus den zugehörigen Sinnesbahnen und Auswertestationen des Gehirns, dem elektrischen Organ mit seinen zentralnervösen Kommandostrukturen und der Verknüpfung von Sensorik und Motorik. Ein frühes Funktionieren des kompletten Systems und die Selbstreizung durch die Eigenentladung ist offenbar notwendig für eine normale Entwicklung während des Heranwachsens, wahrscheinlich weniger Anzeichen für eine bereits so früh stattfindende intensive Kommunikation und Ortung. Auch bei anderen Sinnesystemen ist eine normale Entwicklung der Jungen nicht möglich ohne die Mitwirkung genügend vielfältiger Außenreize.

Wahrscheinlich erkennt das betreuende Männchen seine Jungen an der Larvalentladung, die sich ja deutlich in Kurvenform, Polarität und Pulsdauer von der Adultentladung, z. B. seiner eigenen, unterscheidet. Adulte Fische unterscheiden sogar die einander vergleichsweise sehr ähnlichen Entladungen verschiedener adulter Individuen. Dies wurde mit dressierten, futterbelohnten Fischen nachgewiesen, denen Adultentladungen naturidentisch über ein elektrisches Modell eines elektrischen Fisches, einen Dipol geeigneter Abmessungen, vorgespielt wurden. Der verwendete Reizgenerator gab digital aufgezeichnete elektrische Organentladungen mit einstellbarer Amplitude und Pulsrate wieder. Mit Computer-berechneten künstlichen Pulsen wurden auch einzelne Kurvenform-Eigenschaften gezielt geändert und die Grenzen des Unterscheidungsvermögens dressierter Tiere genau erforscht. Die Ergebnisse sprechen dafür, dass – trotz gemeinsamer Artcharakteristika – die elektrische Organentladung ein individuelles Kennzeichen eines jeden Individuums darstellt. Dafür spricht ein in den Dressurversuchen nachgewiesenes außerordentlich feines Unterscheidungsvermögen der Tiere, demgegenüber die natürliche Variabilität der Entladungs-Kurvenformen zwischen den Individuen groß ist. An individuellen Erkennungsmerkmalen kommen möglicherweise noch Besonderheiten des Zeitmusters der Entladungsfolgen hinzu; dies ist allerdings noch nicht genügend erforscht.

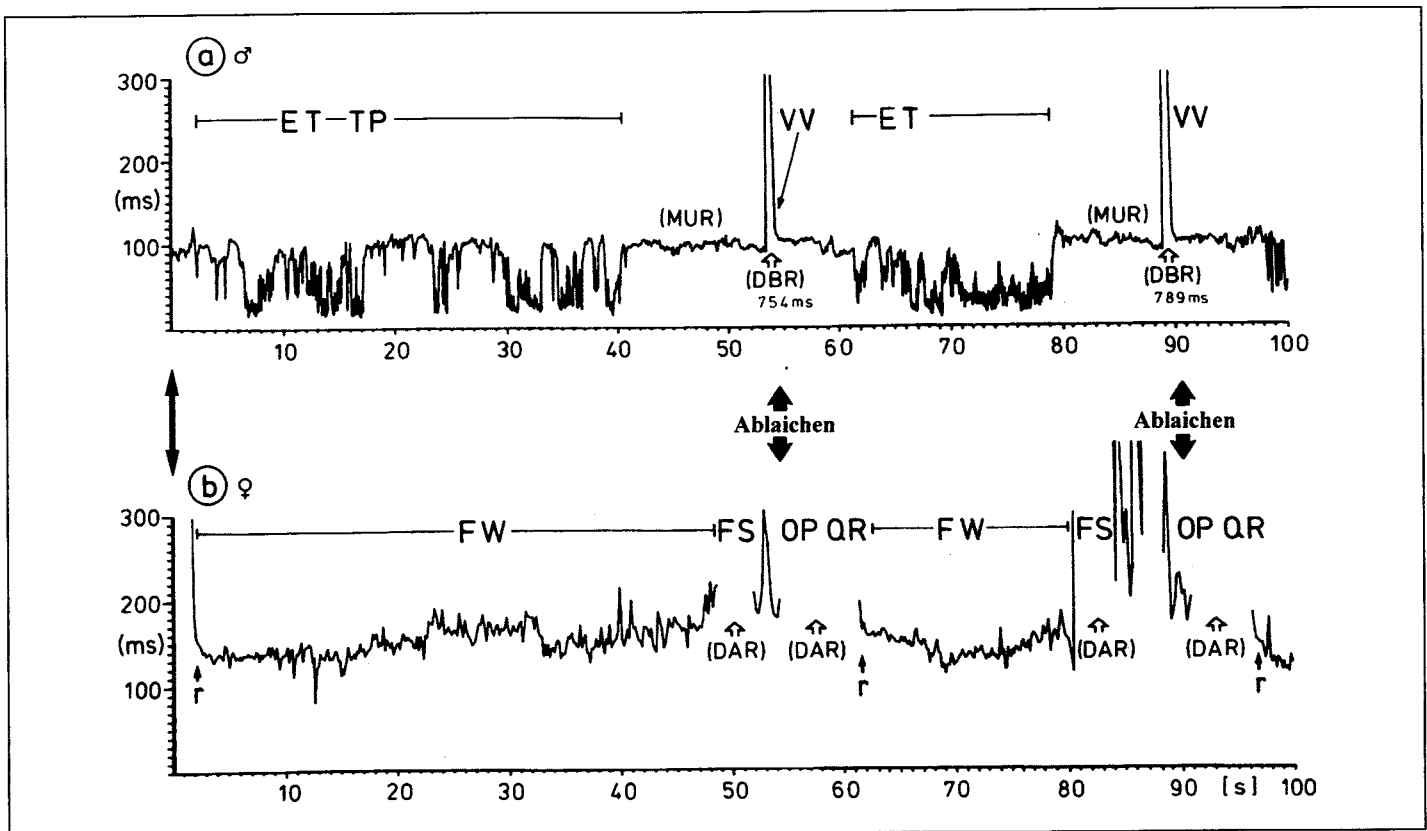


Abb. 5: Gleichzeitige elektrische Entladungsaktivität eines *Pollimyrus isidori*-Männchens (a) und -Weibchens (b), währenddessen es zu zwei Laichakten (OP) kam. Ordinate, Pulsintervalldauer in Millisekunden (ms); Abszisse, Zeit in Sekunden (s). Die Punkte für jedes einzelne Punktintervall sind durch Linien verbunden und können daher (außer für sehr lange Intervalle) nicht einzeln aufgelöst werden (obwohl sie so geplottet sind). Zu Beginn verschwindet das Weibchen gerade von seinem Balz- und Laichplatz in sein Versteck (r) wo es sich bis zu seinem nächsten Besuch aufhält (FW); währenddessen sammelt das Männchen Eier ein und patrouilliert (ET, TP). Beachte die gleichmäßig langen Pulsintervalle des Weibchens (= niedrige, regelmäßige Entladungsrate) im Vergleich zur variablen, hohe Raten erreichenden Aktivität des Männchens. Kurz bevor das Weibchen wiederkommt (FS) fällt das Männchen in die gleichmäßig niedrige Entladungsrate des Weibchens ein (MUR). Während des körperlichen Kontakts (VV) kommen regelmäßig Entladungspausen vor, besonders beim Weibchen (DBR, DAR).

Ein individuelles Erkennen seiner Partnerin ist für das balzende und laichende Männchen entscheidend wichtig: im Dunkeln kann es nicht sehen, ob der während einer Abblachnacht sein Territorium hundertfach besuchende Artgenosse tatsächlich jedesmal dasjenige Weibchen ist, das es bereits stundenlang angebalzt hat – es könnte auch eine Eiräuberin sein. Auch das Weibchen muss sich über die Identität des Fisches, dem sie ihre Eier übergibt, sicher sein. Weiterhin gibt es Hinweise dafür, dass sich Reviernachbarn an ihren Entladungen erkennen und gegenseitig die Reviergrenzen respektieren, nachdem sie sie einmal ausgekämpft haben. Die Gefahr für die Jungen und die Eier dürfte eher von vagabundierenden Artgenossen ausgehen.

Für die Synchronisation der Partner bei der Balz und dem Abblachen spielen jedoch Zeitintervallmuster eine herausragende Rolle; z. B. signalisiert das Weibchen das Ende des Abblachens mit einem besonderen Entladungsmuster. Im Dressurexperiment konnten futterbelohnte *Pollimyrus isidori* vorgespielte Serien von Reizpulsen zuverlässig voneinander unterscheiden, wenn die Pulsrate um nur 2 % geändert wurde (quarzgenaue Apparatur notwendig). Die Fische hatten keine direkte Vergleichsmöglichkeit der Pulsraten, die sie sich über längere Zeit merken mussten – sie haben gewissermaßen das „absolute Gehör“ für elektrische Pulsraten. Nilhechte haben im Verhältnis zu ihrer Körpergröße mit die größten Gehirne unter allen Wirbeltieren; insbesondere das Kleinhirn, das u. a. für Zeitmessungen zuständig ist, sprengt alle Rekorde. Dem differenzierten Senderverhalten steht also ein entsprechend sensibles Detektivermögen gegenüber.

5 Elektrische Art- und Geschlechtspartnererkennung bei Nilhechten

Nilhechte können offenbar Artgenossen wie auch mögliche Geschlechtspartner allein anhand ihrer elektrischen Entladungen erkennen. Hierfür spielen bei den verschiedenen Arten in unterschiedlicher Weise oder Gewichtung sowohl die Zeitmuster der Entladungsfolgen wie auch Kurvenformeneigenschaften der einzelnen Entladung eine Rolle. Die einander sehr ähnlichen, in überlappenden Gebieten des Kongo-Einzugsbereiches vorkommenden Nilhechte *Campylomormyrus tamandua* und *C. rhynchophorus* sind kaum unterscheidbar in der Kurvenform ihrer elektrischen Organentladungen sowie der durchschnittlichen Entladungsrate, das Zeitmuster der Entladungsfolgen hingegen könnte kaum unterschiedlicher sein. In Vorspielexperimenten hatten einzeln gehaltene, unbelohnte und unbestrafte Versuchstiere beider Arten die Möglichkeit, sich symmetrisch links oder rechts in einigem Abstand von ihrem Versteck angeordneten elektrischen Dipolmodellen „anzuschließen“. Die Dipolmodelle sendeten gleichzeitig je ein Zeitmuster beider Arten, wobei die Rolle eines jeden Dipols für jede Wiederholung neu zufällig festgelegt wurde. Es ergab sich eine deutliche Bevorzugung des arteigene Senderhythmen vorspielenden Dipols für *C. rhynchophorus* (gemessen als Aufenthaltszeit am Dipol). Die noch nicht geschlechtsreifen *C. tamandua* diskriminierten hingegen nicht; auch aus dem Freiland sind gemischte Jugendschwärme bekannt. Diese und andere Versuche (mit *P. isi-*

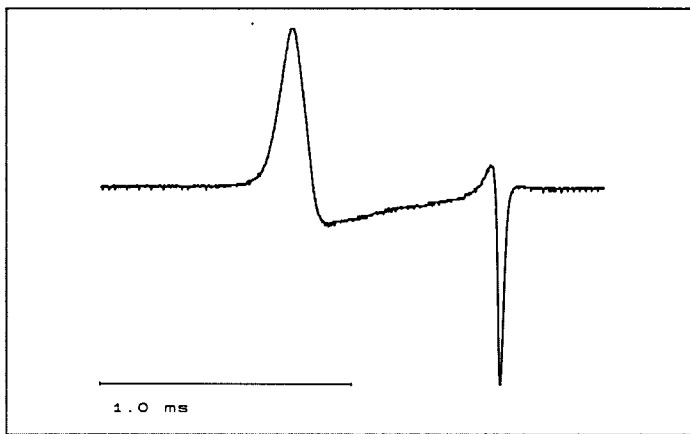


Abb. 6: Vorübergehend auftretende Doppelentladung eines larvalen *Pollimyrus isidori* (53 Tage alt). Während einer kurzen Übergangszeit folgt der Entladung der „späten“ Larve, deren Amplitude dann von Tag zu Tag bis zum völligen Verschwinden abnimmt, eine zunächst nicht vorhandene Adultentladung umgekehrter Polarität und sehr kurzer Pulsdauer, deren Amplitude täglich anwächst. Wenig später besitzt der Fisch nur noch die Adultentladung, das larvale elektrische Organ hat sich völlig zurückgebildet. Das larvale Organ des Rumpfes und das Adultorgan des Schwanzstiels werden vom selben zentralnervösen Kommandosignal angesteuert; da das larvale Organ weiter vorne im Körper liegt, erhält es das Kommando ein wenig früher.

dori) belegen, dass bereits Zeitintervallmuster ohne unterstützende Information über die arteigene Pulskurvenform die Bevorzugung arteigener Sendemuster bewirken können. Erstaunlicherweise waren bei den diskriminierenden *C. rhynchophorus* auch weitere Verhaltensreaktionen (aus den Bereichen Aggression und offenbar Sex) an den Dipolen mit unterschiedlicher Häufigkeit zu beobachten (Überwiegen am arteigene Muster vorspielenden Dipol). Die Entladungsmuster von *C. tamandua* wiesen eine beinahe kristallin-regelmäßige Abfolge von Intervallen dreier Längenwerte auf, während *C. rhynchophorus* eine wesentlich komplexere, auf jeden Fall leicht unterscheidbare Intervallstruktur zeigte, die Intervalle aller Zwischenwerte einschloss.

Am Zeitintervallmuster ihrer elektrischen Entladungen können Nilhechte offenbar auch den Geschlechtspartner erkennen. Bei *Pollimyrus isidori* spielen zwar akustische Signale sowie der Besitz von Revier und Territorium eine wichtige Rolle beim Werben und Erkennen von Geschlechtspartnern, aber im weiteren Verlauf der Balz sind über viele Stunden hinweg Zeitintervallmuster offenbar die einzigen Kommunikationssignale mit geschlechtsspezifischen Unterschieden (Merkmalen). Vorspielversuche mit aufgezeichneten Sendemustern und vertauschten Pulskurvenformen legen jedenfalls diesen Schluss nahe: die Kurvenform der Entladung ist nur wichtig für das individuelle Erkennen; Information über das Geschlecht des anderen steckt bei dieser Art im Zeitintervallmuster der Entladungsfolgen.

Bei anderen Nilhechtarten mag die Gewichtung Pulskurvenform/Zeitintervallmuster anders verteilt sein, jedenfalls legen dies neue Feldstudien nahe. So ist die elektrische Organentladung des Bulldogs (*Marcusenius macrolepidotus*) des Oberen Sambesi von sexualdimorph unterschiedlicher Pulsdauer, wodurch sich geschlechtsreife Männchen bemerkbar machen können. Dies ist nicht der Fall beim sympatrischen Stumpfköpfchen (*Petrocephalus catostoma*), obwohl ähnlich wie *Pollimyrus isidori* eine statistisch gesicherte Tendenz für einen Geschlechtsunterschied der Entladungs-Kurvenform vorliegt. Wegen einer breiten Überlappung der Geschlechter ist dieses Merkmal für eine sichere

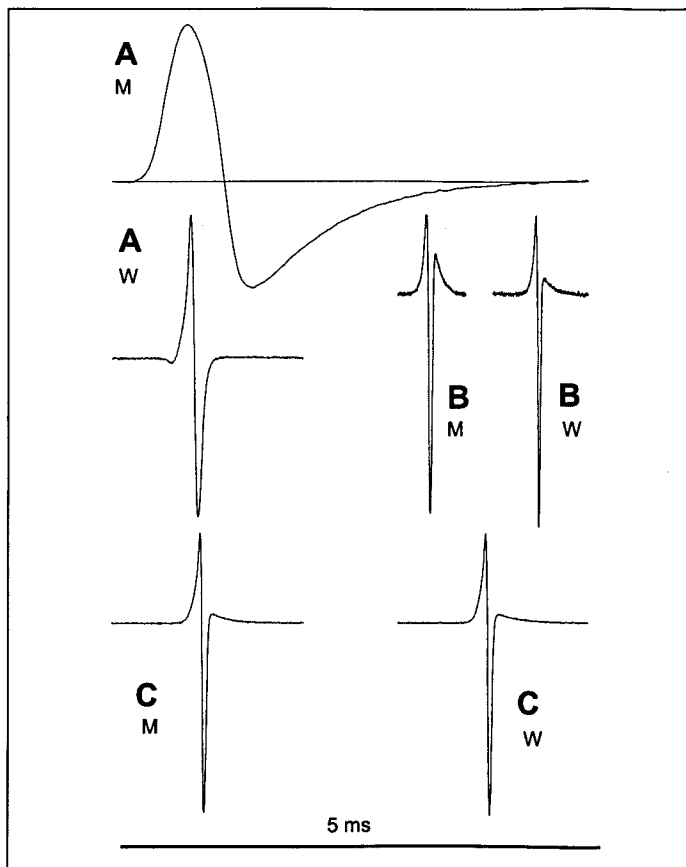


Abb. 7: Elektrische Organentladung von Nilhechten des südlichen Afrika. A: Bulldog; B: Stumpfköpfchen, beide vom Oberen Sambesi (Caprivi-Zipfel, Namibia); C: Südliches Stumpfköpfchen aus dem Sabi-Fluss (Krüger-Park, Südafrika), inzwischen als eigene Art erkannt. M: Männchen; W: Weibchen. Ordinate: Spannung, Abszisse: Zeit in Millisekunden (siehe Zeitbalken 5 Millisekunden). Beachte den Sexualdimorphismus der Entladungen beim Bulldog (A), während in C beide Geschlechter gleiche Kurvenformen haben (kein Unterschied). In B nimmt der zweite positive Gipfel bei beiden Geschlechtern mit der Körpergröße ab; bei Männchen ist dieser Gipfel im Mittel höher als bei gleichgroßen Weibchen. Ausgewählte Individuen in B sollen einen lediglich statistischen Unterschied zwischen den Männchen- und Weibchen-Populationen, die breit überlappen, verdeutlichen. Alle Entladungen im Feld unmittelbar nach dem Fang digitalisiert. In A ist beim Männchen eine Nulllinie hinzugefügt.

Unterscheidung ungeeignet. Gar keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern finden wir bei der elektrischen Organentladung des Südlichen Stumpfköpfchens (*Petrocephalus wesselsi*), das gerade erst als eigene Art erkannt wurde. Im Falle des Bulldog ist eine Geschlechtspartnererkennung aufgrund der gegenüber Weibchen und Jungtieren etwa 10mal verlängerten Entladungs-Pulsdauer naheliegend, wenn auch noch nicht nachgewiesen. Für das Stumpfköpfchen ist eine Geschlechtspartnererkennung anhand der Entladungskurvenform unwahrscheinlich und für *Pollimyrus isidori* experimentell widerlegt; für das Südliche Stumpfköpfchen nicht vorstellbar.

Eine (allerdings fatale) elektrosensorische Detektion von männlichen Bulldogs im natürlichen Lebensraum findet während der Frühjahrswanderungen von den Okavango flussaufwärts ziehenden Scharfzahnwelsen (*Clarias gariepinus*) statt. Während dieser auffälligen sog. catfish runs, über die Presse und Fernsehen regelmäßig berichten, ernähren sich die Welse hauptsächlich von Bulldogs (64 % des Mageninhalts, ermittelt an 363 Welsen), die sie gemeinschaftlich in Treibjagden erbeuten. Dressierte, mit Mückenlarven futterbelohnte Scharfzahnwelse konnten die vorgespielten, langandauernden Entladungspulse von Bulldog-Männchen gut wahrnehmen, nicht jedoch die wesentlich kürzeren von

Weibchen und Jungtieren. Alle Welse besitzen für tiefe Frequenzen empfindliche Elektrorezeptoren, die ampullären Rezeptoren, die nach bisherigem Stand auf die kurzen Entladungspulse von Mormyriden nicht ansprechen sollen, da ihre spektrale Hauptenergie im höherfrequenten Bereich (mehr als 1 kHz) liegt. Die Dauer der Entladungen von Bulldog-Männchen ist jedoch so groß, dass ihr spektrales Energie-Maximum auf 300–400 Hz sinkt; selbst nahe Gleichspannung (0 Hz) besitzen sie noch beachtliche Energie aufgrund des Überwiegens der negativen Entladungs-Halbwelle. Auf so tiefe Frequenzen reagieren Welse besonders empfindlich; sie entdecken Bulldog-Männchen auf über 1 m Entfernung. Somit leisten die nichtspezialisierten ampullären Rezeptoren der Welse in etwa das Gleiche wie die an die Detektion von elektrischen Organentladungen angepassten (koevoluierten) Knollenorgane von Nilhecht-Artenossen (allerdings nur für geschlechtsreife Männchen).

Unter 30 Bulldog-Wildfängen hatte kein einziges der großen Männchen (15–30 cm Standardlänge) eine für Männchen besonders lange Entladung; es war sozusagen kein einziger „Vierzehnder“ dabei. Eine besonders lange Entladungsdauer war nur bei jungen Männchen ≤ 14 cm zu finden. Der „Stimmbruch“ bei 12,5 cm Standardlänge stimmt genau mit dem Größenmedian der in den Welsmägen gefundenen 456 Bulldogs überein (bis zu 8 Bulldogs in einem Magen). Offenbar ist die Chance recht alt zu werden um so geringer für ein Bulldog-Männchen je stärker ausgeprägt sein männliches Signal-Merkmal ist.

Sexualdimorphismen sind das Resultat sexueller Selektion, die in der Regel von den Weibchen ausgeht. Ein Pfauen-Männchen mit prächtigerem Rad und mehr Augenflecken wird als Geschlechtspartner bevorzugt. Sollte entsprechendes für die Entladungen von Bulldog-Männchen gelten, so müssen sie für ihre abenteuerlich verlängerte Puls kurvendauer um des Fortpflanzungserfolges willen teuer bezahlen.

Wenn die langandauernden Entladungspulse von Bulldog-Männchen die ampullären Rezeptororgane der Raubwelse erregen können, so gilt das gewiss auch für diejenigen der Bulldog-Weibchen, die ähnliche Eigenschaften besitzen. Die Weibchen könnten langandauernde Männchen-Entladungen besonders reizend finden, weil diese Entladungen nicht nur wie üblich deren Knollenorgane, sondern zusätzlich noch die ampullären Rezeptororgane erregen. Nach Amotz Zahavi findet man bei Wirbeltieren ja des öfteren halsbrecherisch „übertriebene“ männliche Merkmale, die ihre Träger behindern oder gefährden (z. B. das Gefieder mancher männlicher Fasanenarten, Paradiesvögel und Witwenvögel mit Schwanzfedern, die das mehrfache der Körperlänge betragen; die bunte Harlekin-Gefiederfärbung mancher Entenarten; das sperrige Geweih von Hirschen, das nur für die Brunftkämpfe genutzt wird). Zahavis Erklärung dieses „Handicap-Prinzips“ ist der gesteigerte Fortpflanzungserfolg, der mit diesen „kostspieligen“ und daher „wahren“ z. B. Gesundheit und Parasitenfreiheit anzeigenden Merkmalen von einigen der um die Weibchen hart konkurrierenden Männchen erreicht wird. Daher besteht auch die Gefahr eines evolutiven Außer-Kontrolle-Gerates (runaway): dass die Übertreibungen immer grotesker werden, sofern kein bremsender Gegen-Selektionsdruck (in der Regel Räuber) besteht.

Die Bulldogs stecken offenbar in einem Dilemma: in Übereinstimmung mit vielen anderen Süßwasserfischen erscheint der Fortpflanzungserfolg eines Weibchens durch die Zahl der Männchen begrenzt, wenn die Bulldogs wie

Pollimyrus isidori ein Territorium verteidigen und allein Brutpflege betreiben. Eine sexualdimorphe Entladungskurvenform wird daher kaum die allgemeine Regel bei Nilhechten sein (und ist es ja auch nicht, wie oben gezeigt).

Obwohl *Pollimyrus isidori*-Männchen keine sexualdimorphe Entladung langer Dauer erzeugen, müssen wir ein ähnliches Dilemma auch für sie annehmen. Die nur von den Männchen erzeugten lautstarken akustischen Werbesänge locken gewiss auch nachtaktive Raubwelse (z. B. den panafrikanisch verbreiteten *C. gariepinus*) an, denn Welse gehören zu den Fischen mit dem besten Hörvermögen. Es verwundert daher nicht, dass die Gesänge so früh wie möglich, sobald eine Paarbindung entstanden ist und lange vor dem eigentlichen Ablaichen, ganz eingestellt werden.

Sicherlich werden wir näheren Einblick erst dann erhalten, wenn wenigstens für einige Nilhecht-Arten Brutpflege und Fortpflanzungsverhalten und ihre Variationen in Anpassung an unterschiedliche ökologische Gegebenheiten bekannt sind.

Literatur

- [1] Bratton, B.O. u. Kramer, B. (1989): Patterns of the electric organ discharge during courtship and spawning in the mormyrid *Pollimyrus isidori*. Behav Ecol Sociobiol 24: 349–368.
- [2] Bullock, T.H. (1982): Electoreception. Annu Rev Neurosci 5: 121–170.
- [3] Crawford, J.D. (1991): Sex recognition by electric cues in a sound-producing mormyrid fish, *Pollimyrus isidori*. Brain Behav Evol 38: 20–38.
- [4] Crawford, J.D., Hagedorn, M., Hopkins, C.D. (1986): Acoustic communication in an electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae). J Comp Physiol A 159: 297–310.
- [5] Grundfest, H. (1960): Electric fishes. Sci Am 203(4):115–124.
- [6] Hanika, S., Kramer, B. (2000): Electrosensory prey detection in the African sharp-tooth catfish, *Clarias gariepinus* (Clariidae), of a weakly electric mormyrid fish, the bulldog (*Marcusenius macrolepidotus*). Behav Ecol Sociobiol 48: 218–228.
- [7] Kirschbaum, F. (1987): Reproduction and development of the weakly electric fish, *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) in captivity. Environ Biol Fishes 20: 11–31.
- [8] Kramer, B. (1990): Electrocommunication in teleost fishes: Behavior and experiments. Springer-Verlag, Berlin.
- [9] Kramer, B. (1996): Electoreception and communication in fishes. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- [10] Kramer, B., Kuhn, B. (1994): Species recognition by the sequence of discharge intervals in weakly electric fishes of the genus *Campylomormyrus* (Mormyridae, Teleostei). Anim Behav 48: 435–445.
- [11] Kramer, B., van der Bank, F.H. (2000): The southern churchill, *Petrocephalus wesselsi*, a new species of mormyrid from South Africa defined by electric organ discharges, genetics, and morphology. Environ Biol Fishes 59(4): 393–413.
- [12] Paintner, S., Kramer, B. (Manuskript eingereicht): Waveform discrimination of pulse stimuli resembling electric organ discharges in the mormyrid fish, *Pollimyrus adspersus* (Günther, 1866).
- [13] Postner, M., Kramer, B. (1995): Electrosensory thresholds in larvae of the weakly electric fish *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Teleostei) during ontogeny. J exp Biol 198: 783–791.
- [14] Scheich, H. (1982): Biophysik der Elektrorezeption. In: Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H., Ziegler, H. (Hg) Biophysik. 2. Aufl. Springer-Verlag, Berlin, pp 791–805.
- [15] Szabo, T. (1974): Anatomy of the specialized lateral line organs of electoreception. In: Fessard, A. (ed) Handbook of sensory physiology. Vol III/3. Springer-Verlag, Berlin, pp 13–58.
- [16] Szabo, T., Fessard, A. (1974): Physiology of electoreceptors. In: Fessard, A. (ed) Handbook of sensory physiology. Vol III/3. Springer-Verlag, Berlin, pp 59–124.
- [17] Zahavi, A., Zahavi, A. (1997): The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle. Oxford University Press, Oxford.

Anschrift des Verfassers:

Bernd Kramer, Zoologisches Institut, Universität Regensburg, D-93040 Regensburg